УДК 581.543+591.543.4:(477.52)

Г. В. Фесенко, О. А. Михалевич, Н. П. Кныш

СООТВЕТСТВУЮТ ЛИ СРОКИ ВЕСЕННЕГО ПРИЛЕТА ПТИЦ СЕЗОННОМУ РАЗВИТИЮ ЭКОСИСТЕМ?

СООБЩЕНИЕ 1. СТРУКТУРА ДОСТОВЕРНЫХ КОРРЕЛЯЦИОННЫХ СВЯЗЕЙ МЕЖДУ СРОКАМИ ПРИЛЕТА ПТИЦ И ЗАЦВЕТАНИЯ РАСТЕНИЙ В СУМСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Чи існує відповідність строків весняного прильоту птахів сезонному розвитку екосистем? Повідомлення 1. Структура достовірних кореляційних зв'язків між строками прильоту птахів і цвітіння рослин в Сумському лісостепу. Фесенко Г. В., Михалевич О. А., Кныш М. П. — Дані про строки першої появи птахів та початку цвітіння рослин збиралися в Сумському районі Сумської області України. Для виявлення зв'язків між цими явищами було проведено кореляційний аналіз, після чого досліджувався характер розподілу достовірних значень коефіцієнту кореляції серед біотопічних і хронологічних груп даних фенологічних явищ. Достовірні кореляційні зв'язки частіше відмічені між хронологічно близькими групами птахів і рослин. Достовірних зв'язків зі строками початку цвітіння рослин найбільше у птахів коловодного орнітокомплексу (44,7%), у лутових птахів їх значно менше (14,3%), а у птахів, які добувають корм в повітрі, їх вкрай мало (0,7%). Птахи лісового комплексу мали достовірні зв'язки, головним чином, з рослинами лісових угруповань, тобто в межах споріднених ценозів, тоді як птахи інших орнітокомплексів мали такі зв'язки здебільшого з рослинами із неспоріднених ценозів. В цілому строки прильоту птахів найчастіше достовірно корелюють з цвітінням рослин лісового фітоценотичного комплексу, який найбільш інтегровано відображає стан природного довкілля.

К л ю ч о в і с л о в а: фенологія, весняний приліт, цвітіння, кореляція, Лісостепова зона, Україна.

Are there Conformities of Spring Bird Arrival Dates to the Seasonal Evolution of Ecosystems? Communicartion 1. Structure of Significant Correlations between the Spring Arrival Dates of Birds and the Dates of First Flowering of Plants in the Forest-Steppe Zone of the Sumy Region. Fesenko H. V., Mikhalevich O. A., Knysh N. P.— Dates of the spring arrival of birds and first flowering of plants were recorded in the Sumy District of the Sumy Region, Ukraine. To reveal the relations between these phenological events, correlation analysis was carried out and then, it resulted in studying a pattern of ratio of significant correlastions among the habitat and timing groups of the phenomena. Significant correlations were mostly noticed between the events of the closely timing groups of birds and plants. Significant correlations with the dates of first flowering of plants are most characteristic of birds of wetlands, namely 44,7% of the total figure of such correlations , while in bird species of grasslands the similar correlations are considerably less displayed, than in the former, i.e. in 14,3% of it, and only 0,7% of the whole is in relation to the birds foraging in the airspace.The spring arrival dates of birds of woodlands significantly correlate mainly with plants of forest habitats , that is within the related biotops, while the spring arrival dates of dirds of other habitats are greatly connected with plants of the unrelated habitats. In general the bird arrival dates more oflen significantly correlate with the flowering dates of plants of woodlands which reflects most completely a natural integration of the effects of various environmental factors.

K e y w o r d s: phenology, spring arrival, flowering, correlation, Forest-Steppe zone, Ukraine.

Время начала какого-либо биологического процесса или явления довольно часто определяется причинами, мало зависящими от биотических факторов. Но в ходе дальнейшего развития процесс все в большей степени берется ими под контроль, а на конечной стадии он может опять выйти из-под жесткого контроля биотических факторов экосистемы.

В этой связи заслуживают внимания те компоненты экосистемы, которые надолго исключаются из ее общего годового цикла, в частности перелетные птицы. Особенный интерес представляют данные о сроках их появления в биогеоценозе, прилет, поскольку важно установить, какие из факторов, биотические или абиотические, обусловливают их.

При этом необходимо отличать начало пролета негнездящихся в данном регионе птиц и начало транзита особей гнездящихся видов от прилета первых особей местных гнездовых группировок. Согласно мнению А. Н. Промптова (1941), первыми весной появляются птицы местных популяций. Однако, исходя из данных по зябликy (*Fringilla coelebs* L.), В. А. Паевский (1976) оспаривает эту точку зрения, хотя и не делает однозначный вывод о более раннем появлении пролетных особей данного вида. В то же время на примере травника (*Tringa totanus* L.) и канюка (*Buteo buteo* (L.) продемонстрировано, что у видов с большим широтным диапазоном распространения популяции, гнездящиеся в широтах с более мягким температурным

© Г. В. ФЕСЕНКО, О. А. МИХАЛЕВИЧ, Н. П. КНЫШ, 1996

режимом, зимуют ближе к местам гнездования, чем северные популяции, чтобы при первых признаках наступления весны первыми занять прежние места размножения (Alerstam, 1994).

Учитывая, что процесс перелета определяется ходом весны (Мензбир, 1934), можно сказать, что перелетные птицы только тогда становятся частью того или иного биогеоценоза, когда после возвращения они находят экосистему на таком этапе ее весеннего развития, который соответствует их определенным требованиям. В противном случае возможна обратная миграция. Состояние экосистемы к моменту возвращения в нее мигрантов, вероятно, находит отражение в развитии растений, поэтому результаты анализа скоррелированности (соответствия) сроков зацветания растений и прилета птиц могут быть достаточно интересны.

В условиях умеренного климата на протяжении весны и в начале лета сезонное развитие растений в значительной степени связано с температурным режимом экосистемы, что позволяет оценивать такую связь с помощью метода суммы температур (Шульц, 1980). В то же время нет явных доказательств прямого воздействия терморежима на сроки прилета птиц. Поэтому растения были отнесены к объектам, которые наиболее полно и точно отражают изменения состояния экосистемы, тогда как прилет птиц стали выделять в разряд таких явлений, наступление которых нельзя объяснить влиянием факторов окружающей среды, свойственных небольшому району (Гладков, 1937). Таким образом, видимая синхронность сроков прилета птиц с каким-либо из фенологических явлений, например, с развитием растений, должна восприниматься, по мнению данного автора, как простое совпадение, а не как отражение внутренней связи этих явлений.

Однако корреляционный анализ выявил наличие достоверных связей между сроками прилета птиц и зацветания растений , что вряд ли можно свести к простому совпадению (Фесенко, 1991). При этом возникла необходимость выяснить, является ли распределение достоверных значений коэффициента корреляции в группе исследовавшихся птиц и растений случайным или же оно подчиняется некоторым статистическим закономерностям.

Материал и методика. Фенологические наблюдения проводились в 1967—1990 гг. преимущественно в нескольких пунктах Сумского р-на Сумской обл.: на зоостационаре Сумского пединститута в окр. с. Вакаловщина, в долине р. Стрелка возле сел Любачево, Визировка, примыкающих к г. Сумы, и в окраинных районах самого города. В ландшафтном отношении данная территория относится к Сумской возвышенной лесостепи, входящей в состав Среднерусской лесостепной провинции (Маринич и др., 1985).

В своих расчетах мы исходили из предположения, что, если какая-либо биотопическая или хронологическая группа птиц составляет определенный процент (N) от общего количества видов, то при случайном распределении относящихся к этой группе достоверных значений коэффициента корреляции их доля (%) будет примерно равняться N%. При больших или меньших значениях имеет место неслучайное распределение.

Мы, безусловно, понимаем некоторую упрощенность (при достаточной информативности) данного подхода и планируем в будущем провести кластерный анализ имеющихся данных.

Коэффициенты линейной корреляции вычислялись по датам первого появления 73 и последней регистрации 5 видов птиц в связи со сроками начала цветения 24 видов растений (табл. 1).

Объекты исследования были сгруппированы, с одной стороны, по биотопической приуроченности, а с другой, по периодам, выделенным как в связи с первым появлением птиц, так и по началу цветения растений. Распределение по периодам основывалось на значениях средних многолетних показателей.

При выделении орнитокомплексов основным критерием служила привязанность птиц к биотопам, где они добывают корм. Было выделено 6 биотопических орнитокомплексов: комплекс, связанный с ценозами водной, надводной и околоводной растительности водоемов речных долин и озер (околоводный, 24 вида); комплекс лесных ценозов (лесной, 19 видов); комплекс луговых ценозов (луговой, 17 видов); комплекс оврагов и других территорий с сильно изреженной древесно-кустарниковой растительностью (кутарниковый, 8 видов); комплекс полей (полевой, 1 вид); комплекс видов, добывающих корм в воздухе, (воздушный, 4 вида). В то же время птицы были сгруппированы в 3 хронологические категории: раннеприлетные, которые по средним значениям сроков первого появления находятся в промежутке между 14 и 31.03 (29 видов); среднеприлетные — с 1 по 20.04 (19 видов); позднеприлетные — с 21.04 до 15.05 (25 видов).

С другой стороны, растения, в соответствии с ценотической приуроченностью видов, подразделялись на околоводные (3 вида), лесные (12 видов), луговые (6 видов), кустарниковые (8 видов), степные (4 вида). В отдельную группу вошли декоративные и окультуренные растения — 6 видов. Кроме того, 2 вида, калина и мать-и-мачеха, составили группу растений-эврибионтов. Отметим, что большинство видов растений входит в состав двух и более биотопических комплексов. Поэтому существует расхождение между фактическим количеством видов и относительным их числом применительно к этим комплексам.

Помимо деления по биотопическому принципу, растения в зависимости от средних сроков начала цветения были разделены на хронологические группы: зацветающие в марте — 3 вида, в апреле — 6 видов, в мае — 8 видов, в июне — 7 видов.

Результаты. В анализ были включены данные по 73 видам птиц, для которых имелись сведения о сроках первого появления. Получено 1872 значения коэффициента корреляции. Из них 273 были достоверны на уровнях значимости $P<0,05$ и $P<0,001$.

Анализ результатов распределения птиц между орнитокомплексами и связанных с ними коррелят среди растений (рис. 1, *а*) показывает, что к кустарниковым птицам принадлежало 11,0% всего анализируемого видового состава, и с ними было связано 14,6% достоверных значений коэффициента корреляции. Малочисленный воздушный орнитокомплекс, включавший 5,5% видов птиц, имел 0,7% значимых корреляционных связей среди птиц. Отнесенный к полевому орнитокомплексу полевой жаворонок (*Alauda arvensis* L.) показал достоверные связи с 10 видами растений.

Наиболее многочисленными были луговой, лесной и околоводный орнитокомплексы. В процентном выражении их численность составляла 23,3, 26,0, 32,8% (рис. 1, *а*). Процентное распределение относящихся к ним достоверных значений коэффициента корреляции было таким: с луговыми птицами было связано 14,3, с лесными — 22,0, околоводными — 44,7%. Значимые связи сроков прилета с зацветанием растений явно превалируют у птиц околоводного орнитокомплекса, а у птиц лугового орнитокомплекса они значительно реже, чем должно быть при случайном распределении.

Вероятность установления достоверных корреляционных связей с растениями изменяется в зависимости от того, к какой хронологической группе принадлежат птицы. В группе раннеприлетных видов такие связи отсутствуют лишь у каждого 5—6-го вида, в группе среднеприлетных — у каждого 4-го, в группе позднеприлетных — у каждого 3-го. С учетом доли относя-

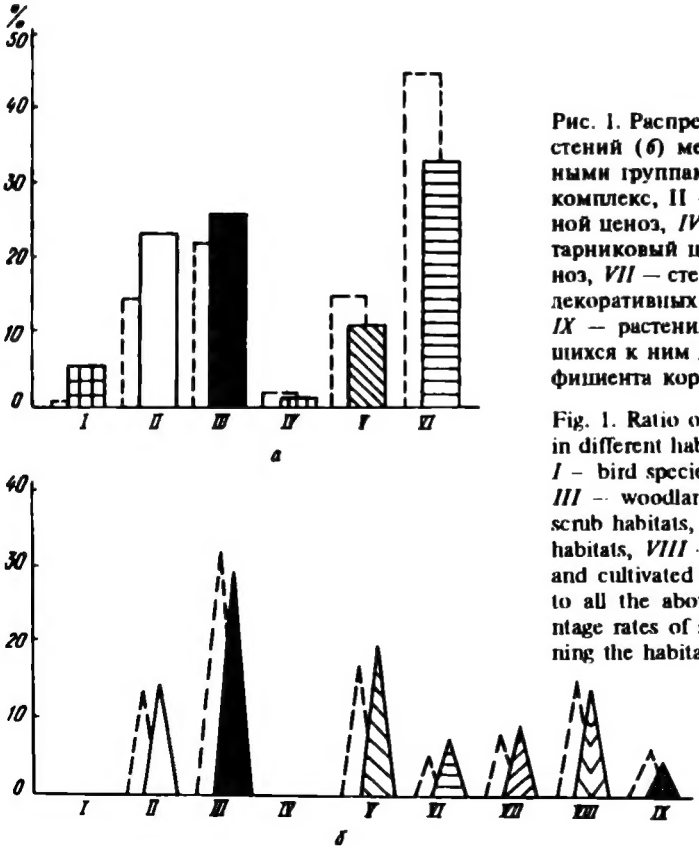

Рис. 1. Распределение видов птиц (*а*) и растений (*б*) между ценозами и комплексными группами: *I* — воздушный орнитокомплекс, II — луговой ценоз, *III* — лесной ценоз, *IV* — полевой ценоз, *V* — кустарниковый ценоз, *VI* — околоводный ценоз, *VII* — степной ценоз, *VIII* — комплекс декоративных и окультуренных растений, *IX* — растения-эврибионты; доли относящихся к ним достоверных значений коэффициента корреляции (пунктир).

Fig. 1. Ratio of bird (*a*) and plant species (*б*) in different habitats and complex groups (%): *I* – bird species of airspace, *II* – grasslands, *III* – woodlands, *IV* – field habitats, *V* – scrub habitats, *VI* – wetlands, *VII* – steppe habitats, *VIII* – complex group of decorative and cultivated plants, *IX* – platns belonging to all the above-mantioned habitats. Percentage rates of significant correlations concerning the habitats (broken line).

щихся к ней значимых связей доминировала группа раннеприлетных видов (рис. 2). Если в этой группе насчитывалось 39,7% всего видового состава птиц, то доля достоверных значений коэффициента корреляции, связанных с ними, равнялось 53,1%. У среднеприлетных и позднеприлетных видов соотношение было обратным: 26,0 и 23,1%, 34,3 и 23,8%, соответственно.

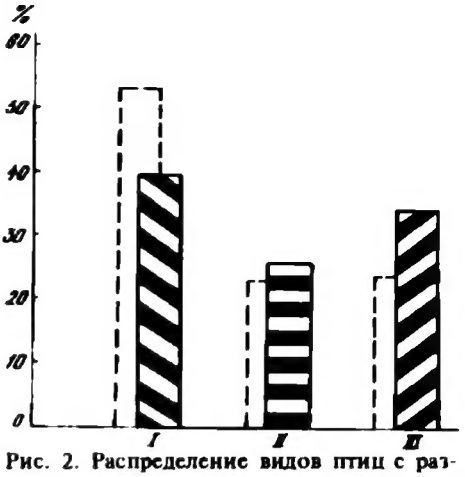

Рис. 2. Распределение видов птиц с разными сроками первого появления: *I* — раннеприлетные, *II* — среднеприлетные, *III* — позднеприлетные; доли достоверных значений коэффициента корреляции, относящихся к ним (пунктир).

Fig. 2. Ratio of bird species arriving in different spring periods: *I* — early period, *II* — mid period, *III* — late period. Percentage rates of significant correlations concerning these timing groups (broken line).

В двух крупных биотопических группах птиц первенство по количеству достоверных связей с растениями занимают раннеприлетные виды: в околоводном комплексе таких видов 45,5% и к ним относится 63,1% принадлежащих к этому комплексу достоверных значений коэффициента корреляции, в луговом комплексе соответственно 53,0% и 64,1%. В этих комплексах среднеприлетные и позднеприлетные птицы по процентным показателям относящихся к ним значений коэффициента существенно уступали птицам с ранними сроками появления. У птиц лесного орнитокомплекса доли ранних и поздних мигрантов были равны как по числу видов в каждой из двух групп (по 36,8%), так и по числу относящихся к этим группам достоверных значений коэффициента корреляции — по 45,0%. Среди птиц кустарникового орнитокомплекса наибольшее число корреляционных связей принадлежит позднеприлетным видам 67,5%, при этом доля этой фенологической группы в данном комплексе равна 62,5%.

Далее группы птиц, составленные по хронологическому принципу, сопоставлялись с подобными группами растений. Доли достоверных корреляционных связей раннеприлетных птиц (39,7% видового состава) с растениями,

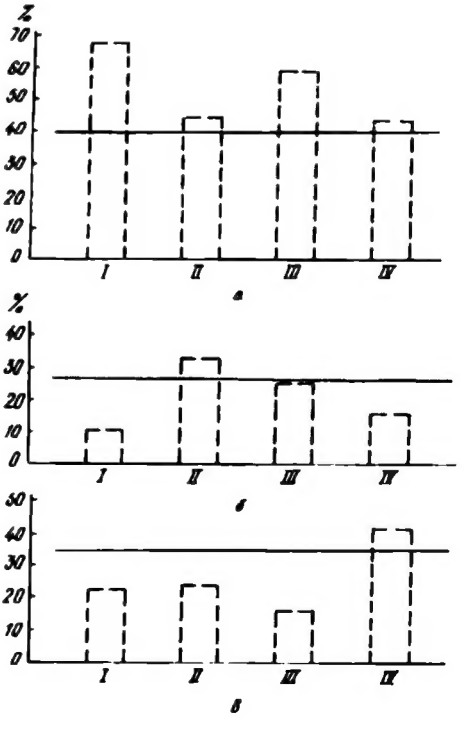

Рис. 3. Доли достоверных значений коэффициента корреляции (пунктир) в хронологических группах растений, зацветающих: I - в марте, II - апреле, III - мае, IV -июне, - по отношению к раннеприлетным (*а*), среднеприлетным (*б*) и позднеприлетным (*в*) птицам. (Горизонтальная линия указывает долю видов птиц данной хронологической группы).

Fig. 3. Percentage rates of significant correlations (broken line) within the timing groups of plants flowering in different months, namely I - in March, II - in April, III - in May, IV - in June, in relation to the early period of arrival (*a*), mid period of arrival (*б*), late period of arrival (*в*). (Horizontal line indicate percentage rates of bird species of the timing groups).

Таблица 1. Сроки наступления фенологических явлений в окрестностях г.Сумы, Украина

Table 1. Dates of phenological events in the vicinities of Sumy, Ukraine

Фенологическое явление	1967	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	Средняя дата
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Первая регистрация																								
Podiceps cristatus			12.04			12.04	31.03	30.03	9.04	2.04	11.04	5.04	12.04	16.04	11.04	11.04	11.04			19.04	8.04	15.03		8.04+2,1
Ardea cinerea			23.03			31.03	19.03	30.03	3.04	28.03	30.03	22.03	30.03	23.03	28.03	18.03	18.03		9.03	5.04		24.03		25.03+1,7
Ciconia ciconia			26.03			24.03	31.03			28.03	26.03	23.03	2.04	26.03	3.04	5.04	4.04		29.03	3.04	29.03	26.03		29.03+1,1
Anser sp.					29.03	2.04	31.03	6.03		13.03	26.03	27.03	1.04	15.04	26.03	14.03	17.03			30.03	26.03	19.03	23.02	21.03+2,8
Anas platyrhynchos			30.03			23.03	19.03	8.03	3.03	22.03	19.03	21.03	4.04	15.03	21.03	18.03	25.03			6.04	18.03	26.02		20.03+2,6
A. crecca							24.03		8.04	29.03	11.04		12.04	16.04	2.04		28.04	3.04		14.04	25.03	21.03	5.03	1.04+3,3
A. penelope						31.03	28.03		3.04	22.03	28.03	12.04	9.04	31.03	31.03	23.03	28.03				6.04	21.03	5.03	29.03+2,5
A. acuta						31.03		30.03	9.04	22.03	30.03	22.03	9.04			22.03				14.04		15.03	17.03	29.03+3,0
A. querquedula		2.04	4.04			3.04	24.03	27.03	3.04	22.03	28.03	22.03	3.04	7.04	28.03	23.03	1.04	3.04	30.03	30.03	25.03	21.03	18.03	28.03+1,3
A. clypeata							31.03	29.03		28.03	16.04	2.04	21.04	16.04	13.04		11.04			19.04		17.04	18.03	8.04+3,1
Aythya ferina							31.03	29.03	8.04	27.03	28.03	1.04	13.04	28.03	31.03	30.03	31.03		1.04		4.04	15.03	17.03	30.03+1,9
A. fuligula			28.04					5.04	17.04	3.04	23.04		21.04		25.04	19.04	11.04		29.04	26.04	8.04		17.03	15.04+3,4
Bucephala clangula						31.03		29.03	14.04	28.03	11.04	29.03			1.04					30.03		15.03	19.03	30.03+2,8
Milvus migrans			30.03						9.04		30.03	28.03	24.03			3.04	30.03	13.04			12.04	13.04		20.03+2,4
Buteo buteo						31.03		29.03	31.03	25.03	28.03	7.04	7.04	7.04		27.03	3.04	13.04	6.04			8.04		3.04+1,6
Circus aeruginosus											6.04	12.04	12.04		11.04	4.04	11.04	6.04	10.04		6.04	10.04		9.04+0,9
Falco tinnunculus									3.04	10.04	28.03	1.04	2.04	7.04		16.03	3.04		11.04					2.04+2,6
Coturnix coturnix			7.05	6.05	18.04	12.04	8.05		6.05	28.04					11.05	7.05	15.04		26.04	2.05		28.04		30.04+2,6
Grus grus			23.03									11.04	4.04	22.03		31.03	3.04		30.03	1.04	24.03	12.03		28.03+2,3
Crex crex			7.05			3.05					8.05	26.04	12.05		9.05		9.05	4.05	9.05		10.05	23.04		8.05+3,7
Gallinula chloropus										30.04		26.04	21.04	26.04	11.04	30.04	22.04		18.04		23.04	17.04		22.04+1,9
Vanellus vanellus			19.03				18.03	8.03	31.03	20.03	15.03	22.03	1.04	12.03	13.03	16.03	18.03		30.03	1.04	24.03	12.03		20.03+1,9
Tringa ochropus								29.03	17.04	6.04	9.04		20.04		11.04	11.04	4.04	3.04		29.03	12.04	26.03		7.04+2,2
T. totanus			30.03				31.03	28.03	3.04	3.04	26.03	3.04	7.04	27.03	4.04	26.03	28.03	3.04	1.04	29.03	28.03	19.03	22.03	30.03+1,1
Gallinago gallinago							11.04		3.04		26.03	1.04	10.04	23.03	4.04		31.03		1.04	29.03	28.03	5.04	18.03	31.03+1,9
Larus canus			5.04			29.03	31.03	29.03	3.04	28.03	2.04	1.04		2.04	1.04	11.04	11.04	6.04	7.04	19.04	7.04	17.03		3.04+1,7

ISSN 0084—5604. Вестн. зоологии. 1996, №4—5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
L. ridibundus			5.04			29.03	22.03	28.03	3.04	27.03	28.03	28.03	7.04	23.03	30.03	25.03	28.03	3.04	30.03	1.04	24.03	15.03		28.03+1,3
Chlidonias niger			28.04	6.05	18.04		4.05	9.05	27.04	28.04	5.05	10.05	12.05	11.05	5.05	30.04	30.04	4.05	10.04	10.05	14.05			4.05+1,6
Ch. leucopterus				6.05		2.05	8.05			30.04	5.05					4.05	5.05			10.05	14.05			6.05+1,4
Columba palumbus									27.03	27.03				28.03		18.03	11.04	3.04		19.04		21.03	18.03	29.03+3,6
Streptopelia turtur		27.04	30.04			2.05			27.04	2.05		30.04	29.04			2.05	2.05		27.04	2.05				30.04+0,7
Cuculus canorus		19.04	2.05				3.05		18.04	30.04	6.05	26.04	26.04	26.04	7.05	30.04	5.05	21.04	22.04	29.04	1.05	13.04		28.04+1,6
Apus apus							11.05	16.05	16.05		18.05		10.05		9.05	11.05	11.05		14.05	15.05	5.05	2.05		12.05+1,4
Merops apiaster			9.05								13.05	10.05				10.05	13.05	7.05		10.05	14.05			11.05+0,8
Upupa epops		19.04	5.04			14.04				14.04		3.04	20.04	19.04	6.04	14.04	3.04			14.04		15.04		12.04+1,8
Jynx torquilla		19.04	21.04		11.04				18.04	11.04		14.04		12.04	20.04	22.04	15.04	17.04	8.04		23.04			16.04+1,3
Alauda arvensis		1.04	19.03		15.03	24.03	3.03	7.03	29.03	12.03	12.03	16.03	1.04	14.03	13.03	16.03	21.03	27.03		30.03	18.03	26.02		18.03+2,2
Hirundo rustica		24.04	21.04				21.04		25.04	16.04	18.04	23.04	21.04	22.04	13.04	23.04	22.04			23.04	20.04	17.04		21.04+0,9
Delichon urbica						24.04			24.04	4.05	7.05				5.05	27.04	5.05	4.05	7.05	26.04	2.05	4.05		2.05+1,4
Motacilla flava		13.04	5.05			21.04	21.04	3.04	9.04	10.4	17.04	12.04	12.04	22.04	13.04	11.04	11.04			26.04	17.04	15.04		14.04+1,5
M. alba		2.04	22.04			31.03	18.03	14.03	31.03	22.03	15.03	22.03	1.04	23.03	30.03	22.03	16.03	31.03		4.04	24.03	19.03		24.03+1,6
Anthus trivialis										14.04				26.04	18.04		11.04			14.04	17.04	15.04	15.04	16.04+1,6
A pratensis										2.04	19.03		1.04		28.03	24.03	31.03				25.03			27.03+1,9
Lanius collurio			30.04	11.05	6.05	7.05	9.05	8.05	6.05	5.05	5.05	6.05	7.05	5.05	9.05	6.05	9.05	3.05	10.05	5.05	12.05	30.04		6.05+0,7
L. minor	12.0		7.05						8.05					10.05	13.05		8.05		13.05		8.05	12.05		10.05+0,8
Erithacus rubecula			30.03		24.03		30.03	30.03		26.03		1.04	3.04	29.03	10.04				5.04				25.03	31.03+1,5
Luscinia luscinia		25.04	21.04					29.04		24.04	2.05	26.04	20.04	29.04		1.05	5.05	24.04	25.04	3.05	27.04	24.04		27.04+1,1
L.svecica		13.04	10.04			14.04			9.04	3.04	2.04	3.04	3.04	12.04	8.04	31.03	4.04		7.04	19.04	5.04			7.04+1,4
Saxicola rubetra											17.04		20.04		20.04	25.04	22.04		28.04	1.05	20.04	17.04		22.04+1,6
S. torquata						2.04		6.04		30.3		7.04	10.04	14.04			4.04		1.04	5.04	6.04	21.03	29.03	4.04+1,8
Oenanthe oenanthe			30.03			12.04	31.03	5.04	17.04	3.04	13.04	12.04	2.04	13.04		5.04	31.03		7.04	16.04	8.04	8.04		8.04+1,4
Turdus merula			30.03					30.03		27.03	5.03		7.04	9.04	4.04	7.04				19.04	24.03		20.03	31.03+3,6
T. pilaris			13.03				31.03		3.04	22.03	15.03	21.03	2.04	7.04	4.04	24.03			1.04	30.03	12.03	5.03		25.03+2,7
T. philomelos							24.03	30.03	3.04	27.03	19.03	21.03	2.04	24.03		28.03	31.03	3.04	30.03	5.04	28.03	21.03		28.03+1,4
Locustella naevia						3.05	29.04	24.04	27.04	30.04	22.04	17.04	20.04	24.04	29.04	21.04	22.04	26.04		1.05		17.04		25.04+1,3
Acrocephalus schoenobaenus							7.05		27.04	30.04	6.05			5.05	5.05	27.04	5.05	4.05	13.05	10.05	12.05	22.04		4.05+1,7
Hippolais icterina		10.05			8.05	7.05			17.05		10.05		18.05	19.05	11.05	7.05	8.05	12.05	22.05	21.05	15.05	13.05		13.05+1,3
Sylvia atricapilla		27.04	30.04				6.05	20.04				1.05	29.04	6.05		23.04	9.05		27.04	14.05		7.05		2.05+2,0

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
S. communis		27.04								6.05	7.05			6.05	5.05	7.05	8.05		29.04	15.05	3.05	26.04		2.05+3,2
S. curruca					16.04	18.04		20.04	27.04	22.04	29.04		26.04	29.04	28.04	18.04	28.04	26.04	19.04	2.05	27.04	25.04		24.04+1,2
Phylloscopus trochilus		19.04	13.04				26.04		18.04	23.04	20.04		26.04	30.04	20.04	21.04	22.04	25.04	18.04	2.05	1.05	22.04		23.04+1,3
Ph. collybita		6.04	9.04				16.04			4.04	6.04	1.04	4.04	9.04	13.04	26.03	7.04		7.04	14.04	6.04	14.04		7.04+1,4
Ph. sibilatrix		2.05	29.04				2.05		24.04	3.05	2.05		12.05	2.05	4.05	26.04	28.04		1.05	12.05	1.05	29.04	27.04	2.05+1,2
Ficedula albicollis		25.04								17.04		1.04		30.04			22.04	13.04	18.04	3.05				20.04+3,6
Emberiza hortulana			1.05							3.05	6.05		29.04		5.05	27.04	2.05	4.05			27.04	22.04		1.05+1,4
E. schoenicius			22.03				24.03	26.02	31.03	22.03	15.03	22.03	2.04	21.03	7.03	18.03	28.03			1.04	18.03	25.02		21.03+2,5
Fringilla coelebs		2.04	29.03		24.03	31.03	30.03	15.03	31.03	13.03	26.03	21.03	1.04	16.03	28.03	18.03	30.03	31.03		4.04	18.03	12.03		25.03+1,7
Chloris chloris			1.04		21.03	26.03	19.03	15.03	1.04	13.03	19.03	21.03	1.04	23.03	17.03	18.03	25.03	31.03		1.04	18.03	24.03		23.03+1,5
Acanthis cannabina				13.03		10.03	2.03	15.03	31.03	1.03	26.03	21.03	1.04	18.03	17.03	16.03	7.03			1.04	16.03	25.02	26.02	15.03+2,8
Carpodacus erythrinus			14.05						14.05					9.05			13.05			21.05	18.05			15.05+1,7
Coccothraustes coccothraustes		13.03	13.03			22.03				1.03	3.03	10.03		7.03	9.03	28.03	4.03			5.04	28.03	16.03		15.03+3,0
Sturnus vulgaris			13.03		21.03	28.02	13.03	15.03	14.03	4.03	16.03	13.03	2.04	20.03	14.03	14.03	11.03	28.03		18.03	24.03	1.03		15.03+2,0
Corvus frugilegus			24.02		21.03		10.03		31.03	4.03		21.03	1.04	18.03	14.03	16.03				13.03	16.03	3.03	24.02	14.03+3,0
Начало пролета																								
Buteo lagopus			30.03					27.03	31.03	13.03	19.03	22.03	25.03	17.03	28.03	16.03	7.03	24.03	23.03		14.04	25.02		20.03+2,4
Последняя встреча																								
Lanius excubitor						2.04	31.03				5.04	7.04		2.04	3.04	20.03	9.03	6.04			28.03	19.03	22.04	31.03+3,2
Bombycilla garrulus				3.02	9.03	28.02	10.04	10.04	10.04		2.05	16.04			28.03	2.05	8.04	24.04		1.05	10.04	12.04		6.04+6,4
Spinus spinus		2.04			21.03	11.03	10.04			27.03			1.04		25.04	16.03					18.03		20.03	28.03+4,3
Pyrrhula pyrrula		6.04				8.04	10.03	30.03	31.03	27.03	5.04		15.04			24.03	31.03			13.04		12.03	27.03	30.03+3,0
Начало цветения																								
Caltha palustris									25.04		20.04			5.05	20.04	13.04			25.04	7.05				25.04+3,2
Adonis vernalis											1.05		9.05	5.05	9.05	21.04	26.04		24.04	7.05			4.04	28.04+3,8
Viscaria vulgaris									31.05	24.05			6.06	1.06	27.05	18.05			23.05			14.05		26.05+2,7
Corylus avellana							31.03	17.03	4.04	28.03	28.03			24.03	2.04	26.03	5.04	3.04	29.03	30.04		3.03	9.03	27.03+2,3
Viola hirta											15.04		25.04	12.04	11.04	10.04	14.04			1.05	12.04	24.03		14.04+3,5
Tilia cordata								10.06				18.06	10.07	26.06		22.06	28.06		18.06	6.07	2.07	20.06		25.06+2,9
Filipendula denudata							25.06	10.06		16.06	28.06	14.06	26.06	20.06	1.07	10.06	26.06		18.06	2.07	25.06	12.06		21.06+2,0
Malus domestica							31.05		19.05		18.05		26.05		22.05	1.05	13.05	13.05	10.05		10.05	29.04		15.05+3,0

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Padus avium										27.04	4.05	3.05		8.05			1.05			14.05	4.05	23.04		3.05+2,3
Cerasus vulgaris								21.04	7.05	11.05	7.05	9.05	9.05			23.04	1.05	5.05	25.04	14.05	3.05	24.04		3.05+1,9
Armeniaca vulgaris							4.05	10.04	27.04	24.04	26.04		3.05	6.05	5.05	11.04	26.04		23.04	14.05	26.04	15.04		26.04+2,6
Chamaecrion angustifolia							22.06	10.06	22.06			11.06		22.06	27.06	13.06			6.06	10.07	26.06	15.06		16.06+3,3
Robinia pseudoacacia							25.06	15.05		31.05	14.06	28.05	19.06	1.06	6.06	21.05	22.05		27.05	12.06	6.06	25.05		3.06+3,2
Aesculus hippocastanum								24.04		4.05						26.04	8.05		2.05	18.05	10.05	30.04		4.05+2,8
Elaeagnus argentea								16.05								26.05	29.05			15.06	16.06	3.06		2.06+4,9
Viburnum opulus							15.06		9.06	24.05	6.06		7.06	30.05	2.06	19.05	24.05		26.05	2.06	31.05	20.05		31.05+2,2
Sambucus nigra							25.06	25.05		1.06	14.06	1.06	18.06	6.06	12.06	22.05	22.05		3.06	13.06	3.06	23.05		5.06+2,9
Forsythia suspensa								10.04						4.05	30.04		19.04	24.04	11.04	6.05	22.04	12.04		23.04+3,4
Syringa vulgaris							31.05		25.05		22.05		29.05	20.05	24.05	9.05	14.05		17.05		15.05	30.04		19.05+2,7
Taraxacum officinale								20.04	27.04					5.05	5.05	20.04	27.04			12.05	27.04	21.04		28.04+2,6
Centaurea cyanus							30.06	1.06	4.06	16.06	8.06		9.06		4.06	20.05	25.05		26.05					5.06+3,8
Tussilago farfara								29.03	8.04	26.03	2.04	27.03	11.04	24.03	28.03	28.03	4.04			14.04	2.04	12.03		31.03+2,4
Leucanthemum vulgare							14.06	25.05	30.05	24.05			6.06	30.05	2.06	20.05	21.05		26.05	5.06	31.05	19.05		29.05+2,1
Scilla sibirica								30.03	5.04	22.03	25.03			22.03		27.03	30.03					17.03		26.03+2,1

Примечание: латинские названия приведены по каталогу птиц (Степанян, 1990) и определителю растений (под общей ред. Ю.Н.Прокудина, 1987).

зацветающими в апреле и июне, близки к показателю распределения по принципу случайности — 43,4% и 43,1%. (рис. 3, *а*). В то же время показатель связей этой группы птиц с растениями, цветущими в марте, равен 67,3%, что значительно выше, чем при случайном распределении, а с растениями, цветущими в мае — 58,7%.

К птицам, вошедшим в группу среднеприлетных, относится 26,0% взятых для анализа видов. Доля достоверных коэффициентов, которые увязаны с этой группой, лишь незначительно отличалась от случайного распределения и составила 23,1% (рис. 2). Но выделяя проценты достоверных связей этой группы птиц для каждой из хронологических групп растений, обнаруживаем качественно иную картину (рис. 3, *б*). Для растений, зацветающих в апреле, процентный показатель равен 33,0%. С растениями, цветущими в другие сроки, связи значительно реже: с майскими — 25,8, июньскими — 15,7, мартовскими — 10,2%. Сходное положение и в группе позднеприлетных птиц. Их часть в видовом составе равнялась 34,3%, а общая доля связанных с ними достоверных значений коэффициента корреляции составила 23,8% (рис. 2). Однако в июньской группе растений доля связей с позднеприлетными птицами значительно выше, чем при равномерном распределении — 41,2%, а в остальных показатели такие: в группе зацветающих в апреле растений — 23,6, в марте — 22,5, в мае — 15,5% (рис. 3, *в*).

Наличие достоверных коэффициентов корреляции между прилетом птиц и зацветанием растений ставит вопрос о том,

Таблица 2. Распределение видов птиц по отношению к направленности их достоверных корреляционных связей среди фитоценотических комплексов

Table 2. Ratio of bird species in relation to directions of their significant correlations with the flowering of plants of different habitats

ОРНИТО-КОМПЛЕКС	Только в родственном фитоценотическом комплексе	Чаще в родственном фитоценотическом комплексе	Чаще в неродственном фитоценотическом комплексе	Только в неродственном фитоценотическом комплексе
Лесной	4	4	3	2
Околоводный	-	4	6	12
Луговой	-	-	7	2
Кустарниковый	-	-	4	4

существуют ли эти связи только в пределах сходных орнито- и фитоценотических групп или они выходят за их рамки (табл. 2). В группе околоводных птиц, с которыми растения имеют максимальное количество значимых корреляционных связей, только 1 вид был корреляционно связан в основном с растениями, растущими в том числе и в околоводных ценозах. Подобным образом 3 вида были связаны с растениями околоводных ценозов и с теми, которые в них не входят. Сроки прилета остальных 18 видов птиц околоводного комплекса достоверно коррелировали большей частью с зацветанием тех растений, которые не принадлежали к сходному растительному экотопу. Из них 6 имели связи как с растениями родственных биотопов, так и с иными, а остальные были связаны только с теми растениями, которые не относятся к группе околоводных.

Существенно по-иному выглядит структура связей в группе лесных птиц. Почти две трети видов этой группы, для которых выявлены достоверные значения коэффициента корреляции, чаще имели корреляционные связи с растениями, входящими в состав лесных ценозов, среди них 4 вида — исключительно с растениями, принадлежащими к лесным видам. Лишь одна треть птиц данной биотопической группы была корреляционно связана преимущественно с видами иных ценотических комплексов. Из них 2 вида имели корреляты только среди нелесных ценозов.

Луговой орнитокомплекс занимает крайнюю позицию относительно связей между сходными биотопическими группами птиц и растений. Ни один вид птиц этой группы не принадлежал к тем, которые были би связаны преимущественно с луговыми растениями. У каждого вида птиц большая часть достоверных значений коэффициента корреляции относилась к растениям, не входящим в луговые ценозы, а 2 вида были связаны только с растениями из других ценозов. Здесь мы сталкиваемся с явлением несбалансированности влияния факторов, обусловливающих связи растений и птиц в рамках лугового комплекса. Поэтому большинство достоверных связей луговых птиц направлены вне лугового фитокомплекса (табл. 2).

Птицы кустарникового комплекса направленностью своих корреляционных связей с растениями очень сходны с тем, что наблюдалось в луговом орнитокопмлексе. Кустарниковые виды в большинстве случаев имеют корреляты в несходных фитокомплексах, а 4 вида связаны исключительно с некустарниковыми фитоценозами. Единственный вид полевого орнитокомплекса (полевой жаворонок) имеет лишь один коррелят из состава растений, встречающихся на полях и в степи, остальные его связи находятся в других фитоценозах.

Особняком стоят виды воздушного орнитокомплекса. Из них лишь один имеет две достоверные связи, установившиеся с лесными видами растений.

Видов, не имеющих достоверных связей с зацветанием растений, меньше всего у околоводных птиц — 2, в группе птиц лесного орнитокомплекса их 6, среди луговых птиц таких видов 8. Если количество видов, не имеющих коррелят, выразить в виде пропорции, то их больше всего среди птиц воздушного орнитокомплекса — три четверти.

При выявлении фитоценоза, который доминирует в связях с птицами (рис. 1, *б*), процентное распределение видов растений между фитоценотическими комплексами, с учетом того, что некоторые виды растений присутствуют в нескольких комплексах, выглядело следующим образом: в лесном комплексе находилось 29,3% видов, в кустарниковом — 19,5, луговом — 14,6, степном — 9,8, околоводном — 7,8, к группе растений-эврибионтов относилось 4,9, к группе декоративных и окультуренных растений — 42,9%. Достоверные значения коэффициента корреляции в процентном выражении между фитокомплексами распределились так: с видами лесного комплекса связано 32,7, кустарниковыми — 17,5, луговыми — 13,8, степными — 8,4, околоводными — 6,1, растениями-эврибионтами — 6,2, декоративными и окультуренными — 15,6%.

Среди фитоценотических комплексов лесной имел такое количество значимых корреляционных связей с птицами, которое заметно выше, чем при случайном распределении. На развитие растений, входящих в его состав, сориентировано большинство из взятых в анализ птиц, 47 из 73, или 48,7% всех достоверных связей. Главным подтверждением этому служит направленность связей лесных птиц (табл. 2). Из 13 видов этого орнитокомплекса, для которых обнаружены значимые связи, 8 были связаны либо исключительно с лесными растениями, либо преимущественно с ними. В то же время птицы нелесных ценозов в подавляющем большинстве имели достоверные связи с неродственными фитоценозами и очень часто были корреляционно связаны с лесными растениями.

Обращает на себя внимание то, что доля достоверных значений коэффициента корреляции, относящаяся к группе декоративных и окультуренных растений, несколько выше доли, определяемой видовым составом этой группы (рис. 1, *б*). Однако если мы разделим первое на второе, то получим число, равное 1,07, что фактически указывает на случайный характер распределения относящихся к данной группе растений достоверных значений коэффициента корреляции.

Превышение доли значимых связей над показателем видового состава прослеживается и в группе растений-эврибионтов (рис. 1, *б*). Отношение этих величин дает значение 1,26, и в данном случае вряд ли можно говорить о случайном распределении значимых связей. Объясняется такая "притягательность" растений-эврибионтов, видимо, тем, что они являются частью подавляющего большинства фитоценотических комплексов.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)
Педагогический институт
(244027 Сумы)

Получено 13.11.95